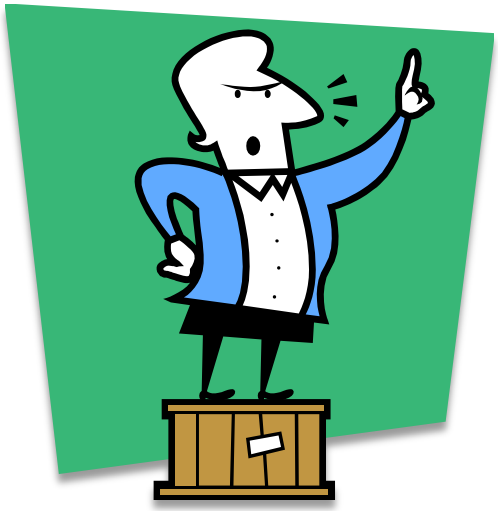
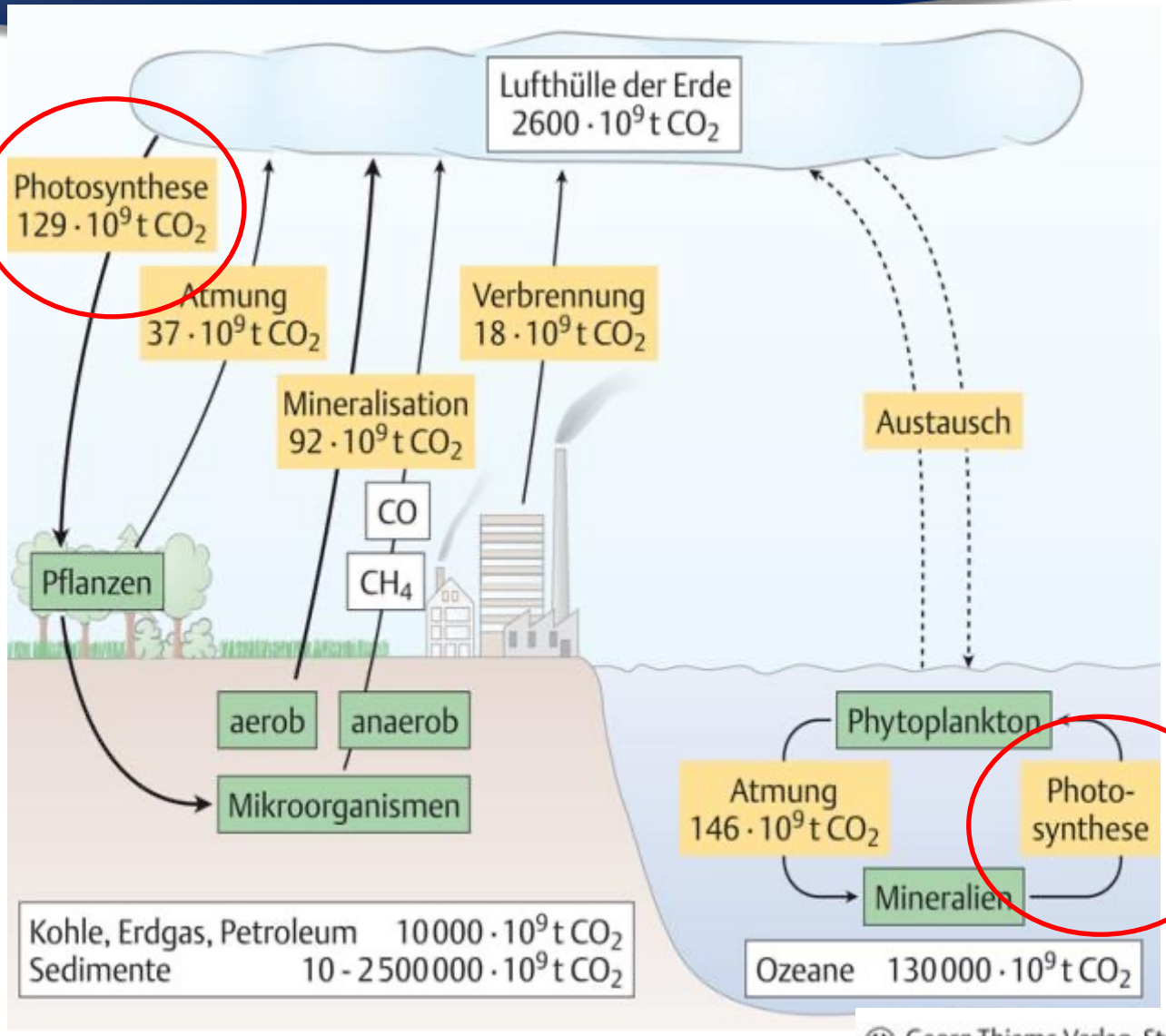
Thema der Vorlesung

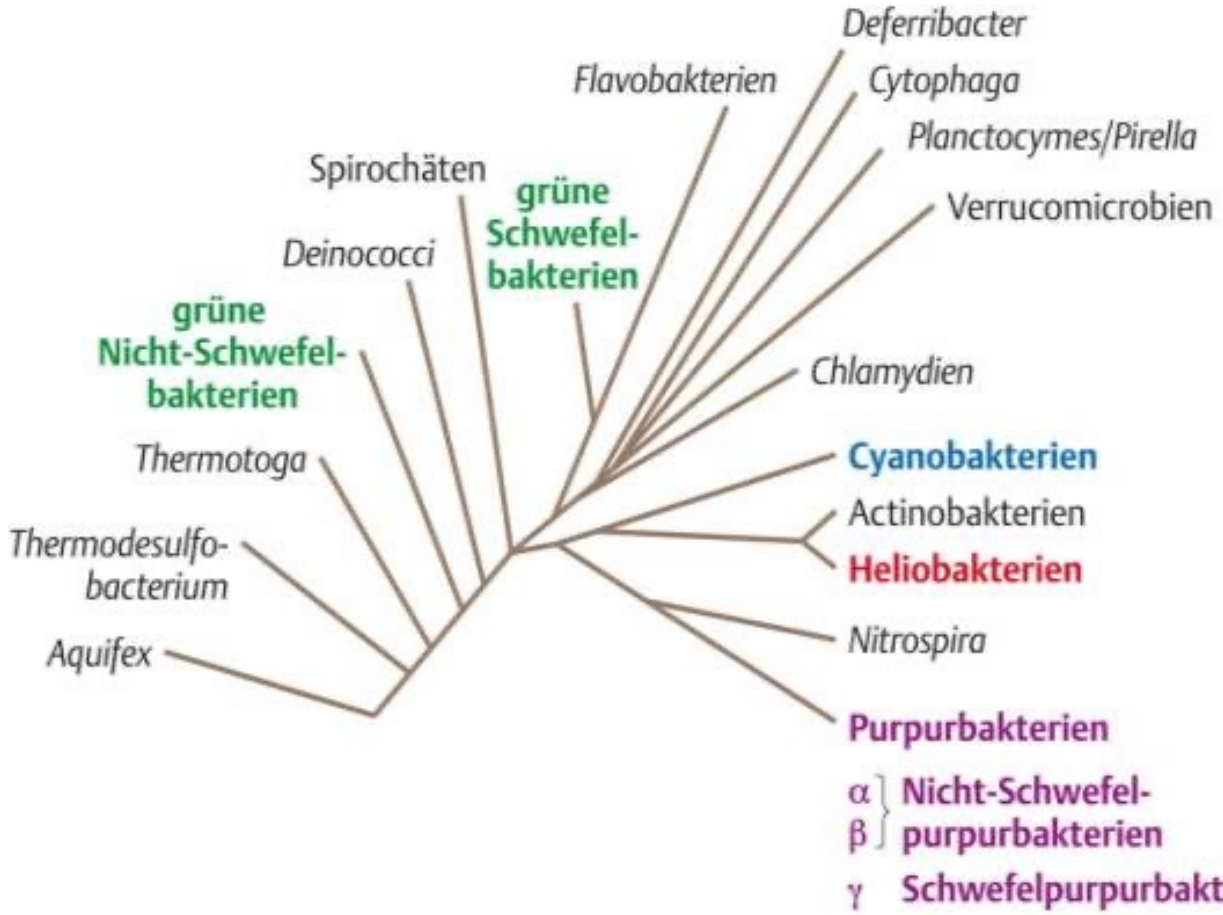


Bakterien-Photosynthese

Bedeutung für globale C-Kreisläufe
Systematik
Mechanismen
Archaelle Photosynthese?



Georg Thieme Verlag, Stuttgart
Fuchs et al.: Allgemeine Mikrobiologie, 8. Auflage · 2006



- **Cyanobakterien:** PSI und PS II
- **Grüne Nichtschwefel-bakterien:** PS II
- **Grüne Schwefel-bakterien:** PSI
- **Purpurbakterien:** PSII
- **Heliobakterien:** PSI

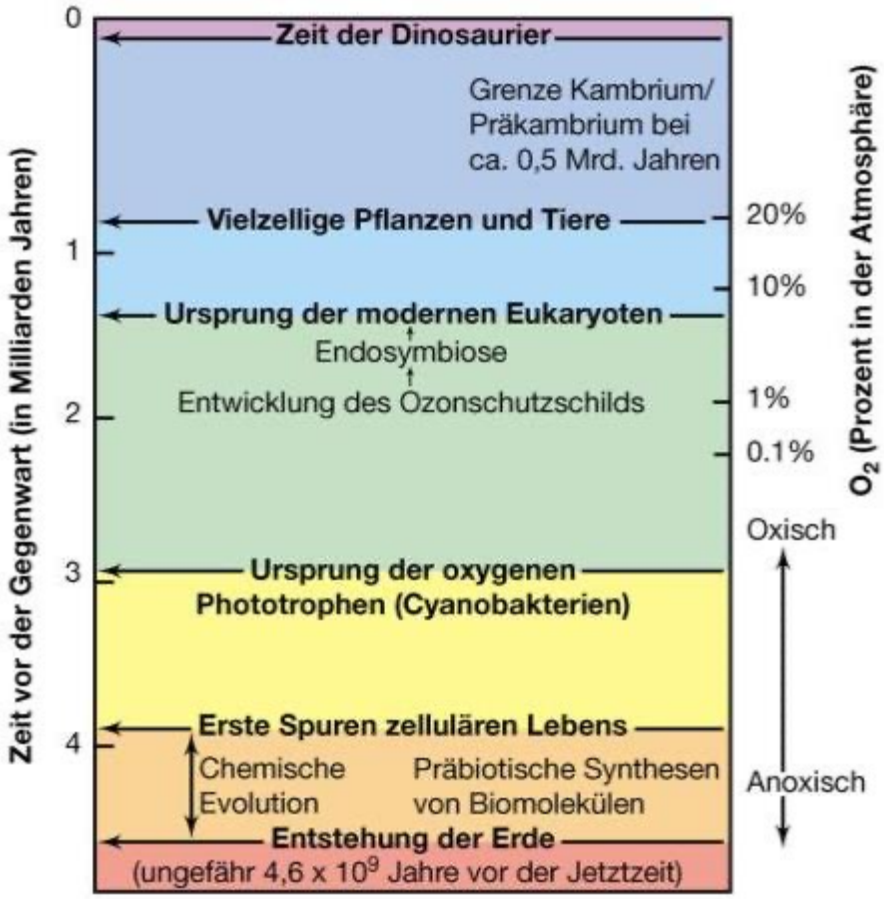
Georg Thieme Verlag, Stuttgart
Fuchs et al.: Allgemeine Mikrobiologie, 8. Auflage · 2006

Einteilung der phototrophen Lebewesen nach Energie- und Kohlenstoffquellen

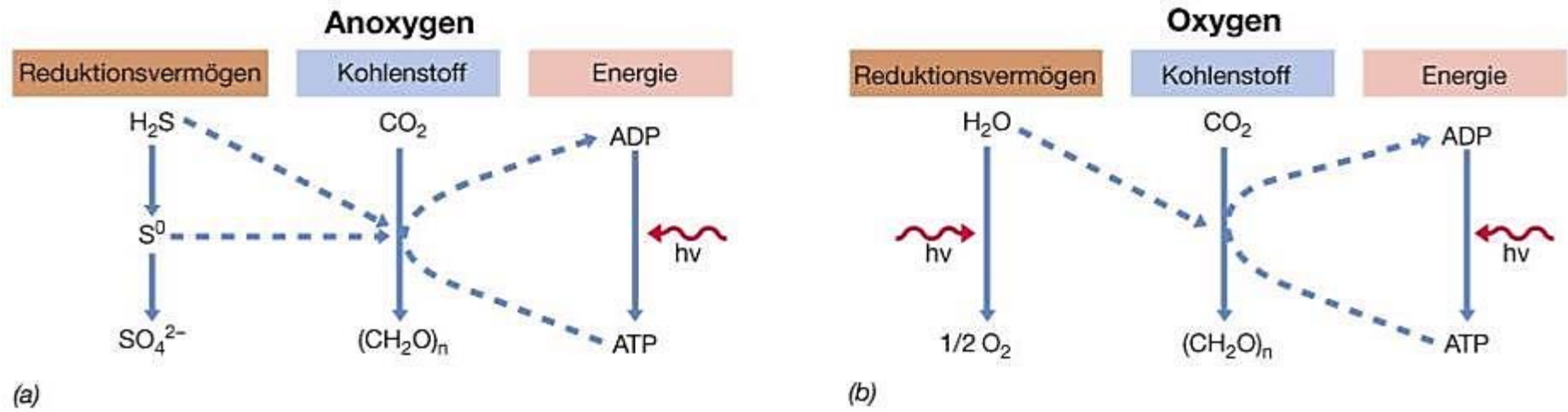
PHOTOTROPHE
(nutzen Licht
als Energiequelle)

Photoautotrophe
(nutzen Kohlendioxid)

Photoheterotrophe
(nutzen organischen
Kohlenstoff)



Photosynthese

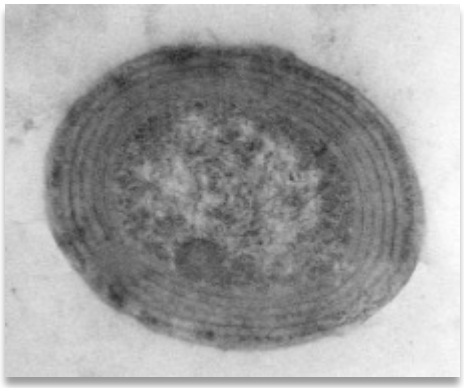


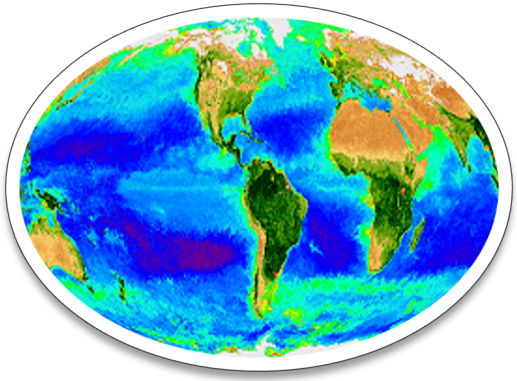
(a) **anoxygene** Photosynthese

(b) **oxygene** Photosynthese

Oxygene Photosynthese führt zu Oxidation von Wasser zu Sauerstoff, bei anoxygener Photosynthese aber Energiegewinn durch Licht!

'The Most Important Microbe You've Never Heard' **Science Magazine 2008**





***Prochlorococcus* sp. just 0.5 to 0.8 micrometers across**

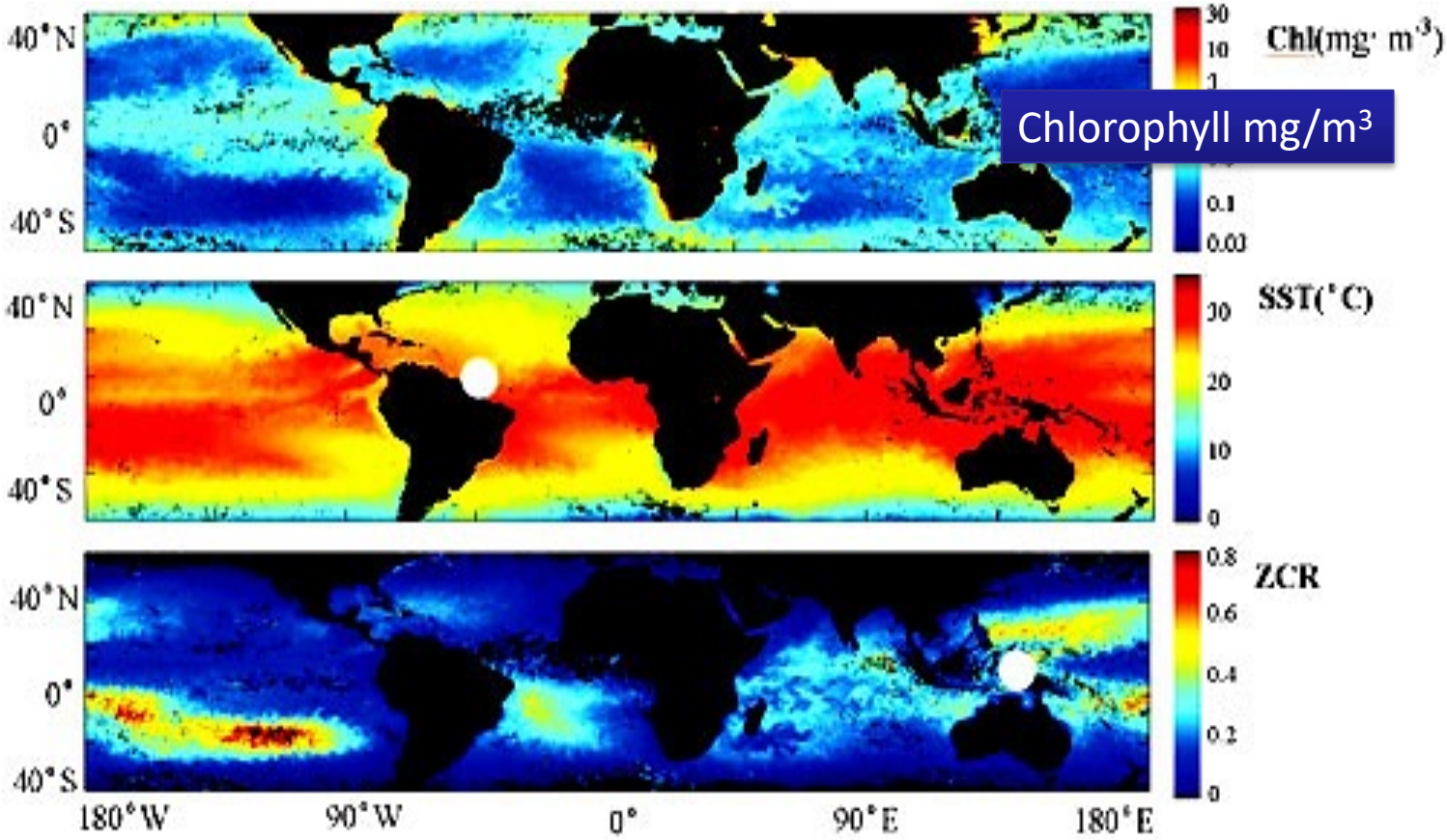
10^5 to 10^6 cells per ml sea water; comes to around 10^{27} cells worldwide

20+% ! of the oxygen produced in the atmosphere

https://eoimages.gsfc.nasa.gov/images/globalmaps/data/mov/MY1DMM_CHLORA.mov

Die **Photosynthese**-Leistung des Phyto- und Pikoplanktons übersteigt die der Landpflanzen mehrfach!

javascript:openNASAWindow('http://mfile.akamai.com/18566/wmv/etouchsyst2.download.akamai.com/18355/wm.nasa-global/lookingatearth/Galapagos_SD+WEB+Video_1.asx')

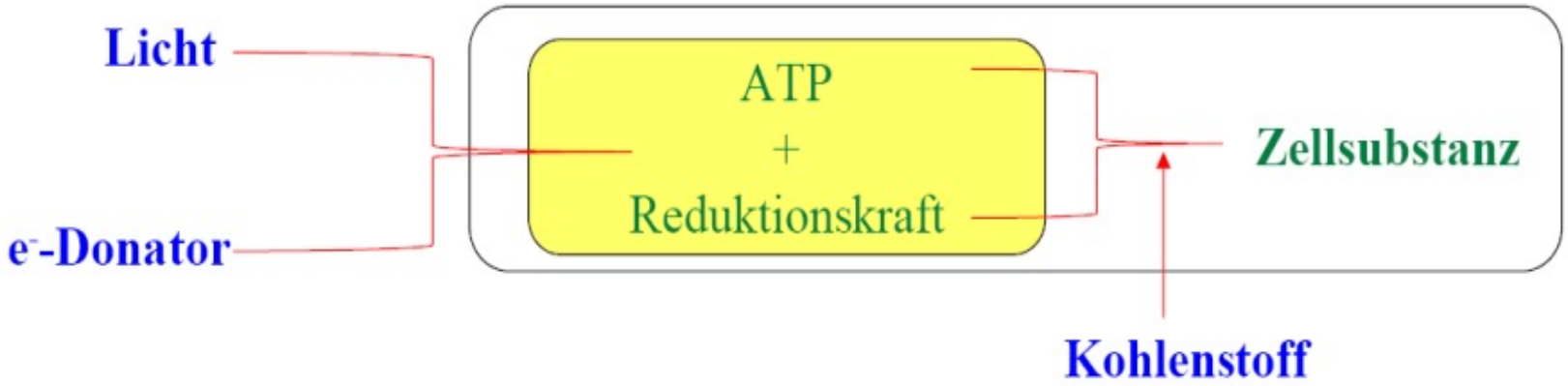


Allgemeines Prinzip der **Photosynthese**

die Umwandlung von Lichtenergie erfolgt bei allen photosynthetisch aktiven Organismen (Pflanzen, Algen, Cyanobakterien, Purpurbakterien, Grünen Bakterien und Heliobakterien) nach dem gleichen Prinzip und die beteiligten Komponenten sind ähnlich

Phototrophe Bakterien und **Photosynthese**

- Umwandlung von Lichtenergie in chemische Energie
- einer der wichtigsten biologischen Prozesse auf der Erde
- freie Energie, die in biologischen Systemen verbraucht wird, entstammt dem Sonnenlicht
- früh in der Evolution entwickelt

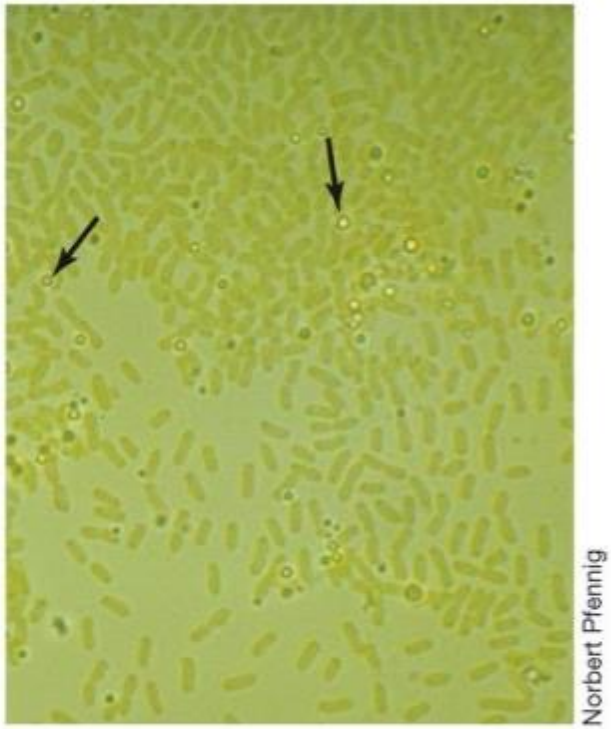


Lichtmikroskopische Hellfeldaufnahmen phototropher Schwefelbakterien

Schwefelpartikel innen

(a)

Purpurbakterium
Chromatium okenii



(b)

Schwefelpartikel außen

Grünes Bakterium
Chlorobium limicola

- Oxygene Photosynthese

1. Cyanobakterien (z.B. *Synechococcus*, *Oscillatoria*, *Nostoc*)
2. Prochlorophyten (z.B. *Prochloron*, *Prochlorothrix*)

- Anoxygene Photosynthese

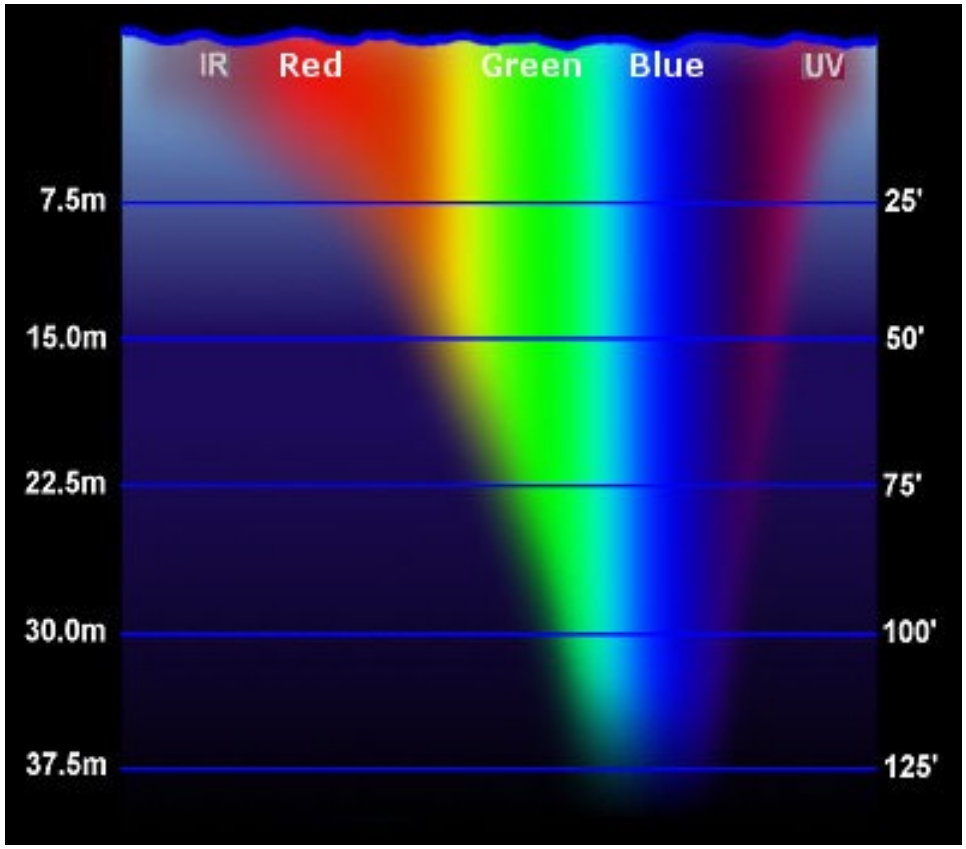
1. Purpurbakterien

A. Nichtschwefel-Purpurbakterien (z.B. *Rhodobacter*, *Rhodospirillum*)
B. Schwefel-Purpurbakterien (z.B. *Chromatium*, *Thiocapsa*)

2. Grüne Bakterien

A. Grüne Schwefelbakterien (z.B. *Chlorobium*, *Chloronema*)
B. Grüne Nichtschwefelbakterien (z.B. *Chloroflexus*, *Heliothrix*)

3. Heliobakterien (z.B. *Heliobacterium*, *Heliobacillus*)



Auftrennung des Spektrums durch Lichtdurchlässigkeit in aquatischen und marinen Habitaten

Die Strukturen aller bekannten Bakteriochlorophylle (Bchl)

Pigment/Absorptionsmaxima (*in vivo*)	R_1	R_2	R_3	R_4	R_5	R_6	R_7
Bchl a (Purpurbakterien)/ 805, 830–890	$-C(=O)-CH_3$	$-CH_3$[b]	$-CH_2-CH_3$	$-CH_3$	$-C(=O)-O-CH_3$	P/Gg[a]	$-H$
Bchl b (Purpurbakterien)/ 835–850, 1020–1040	$-C(=O)-CH_3$	$-CH_3$[c]	$=C(H)-CH_3$	$-CH_3$	$-C(=O)-O-CH_3$	P	$-H$
Bchl c (grüne Schwefelbakterien)/745–755	$-C(H)(OH)-CH_3$	$-CH_3$	$-C_2H_5$ / $-C_3H_7$[d] / $-C_4H_9$	$-C_2H_5$ / $-CH_3$	$-H$	F	$-CH_3$
Bchl c_S (grüne Nichtschwefelbakterien)/740	$-C(H)(OH)-CH_3$	$-CH_3$	$-C_2H_5$	$-CH_3$	$-H$	S	$-CH_3$
Bchl d (grüne Schwefelbakterien)/705–740	$-C(H)(OH)-CH_3$	$-CH_3$	$-C_2H_5$ / $-C_3H_7$ / $-C_4H_9$	$-C_2H_5$ / $-CH_3$	$-H$	F	$-H$
Bchl e (grüne Schwefelbakterien)/719–726	$-C(H)(OH)-CH_3$	$-C(=O)-H$	$-C_2H_5$ / $-C_3H_7$ / $-C_4H_9$	$-C_2H_5$	$-H$	F	$-CH_3$
Bchl g (Heliobakterien)/ 670, 788	$-C(H)=CH_2$	$-CH_3$[b]	$-C_2H_5$	$-CH_3$	$-C(=O)-O-CH_3$	F	$-H$

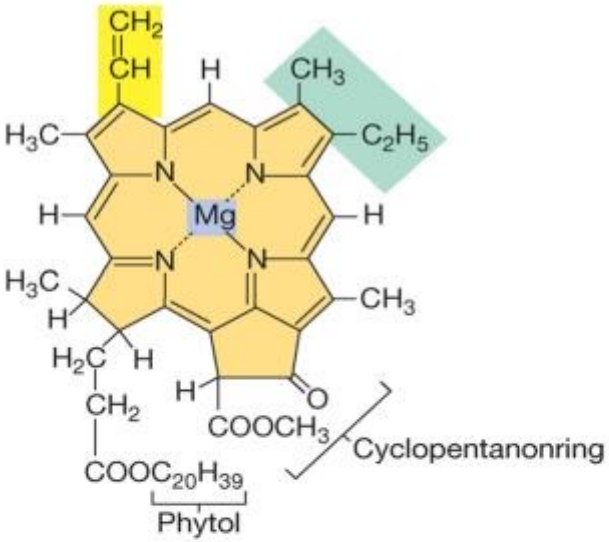
[a] P: Phytylester ($C_{20}H_{39}O-$); F: Farnesylester ($C_{15}H_{25}O-$); Gg: Geranylgeraniolester ($C_{10}H_{17}O-$); S: Stearylalcohol ($C_{18}H_{37}O-$).

[b] Keine Doppelbindung zwischen C_3 und C_4; zusätzliche H-Atome an den Positionen C_3 und C_4.

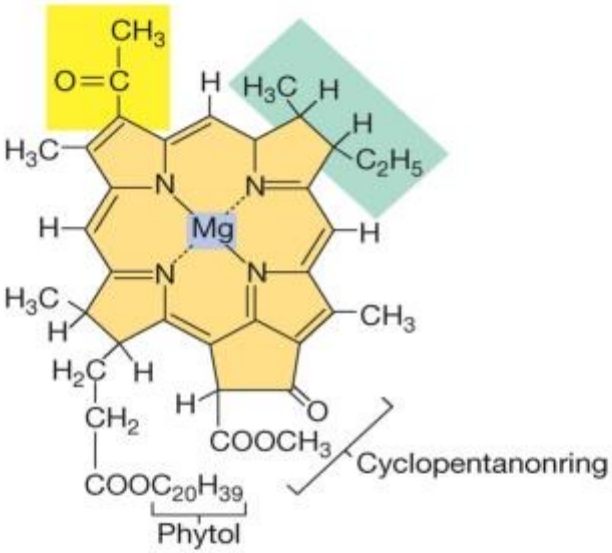
[c] Keine Doppelbindung zwischen C_3 und C_4; zusätzliche H-Atome an der Position C_3.

[d] Die Bakteriochlorophylle *c*, *d* und *e* bestehen aus Mischungen von Isomeren mit unterschiedlichen Substituenten an R_3 wie links aufgeführt.

Strukturen und Spektren von Chlorophyll a und Bakteriochlorophyll a

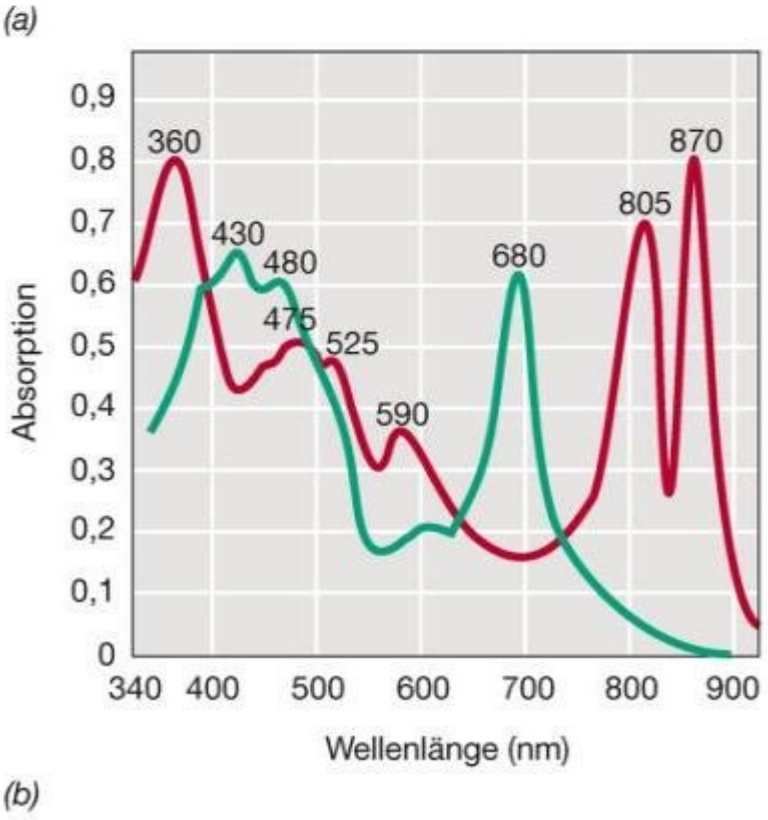


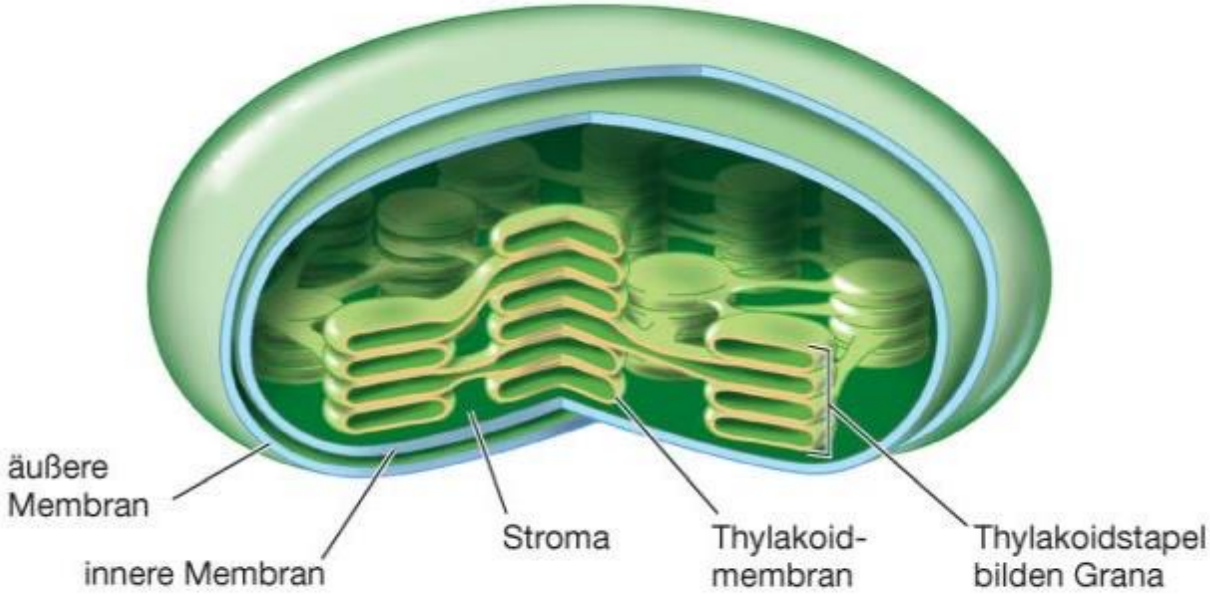
Chlorophyll *a*

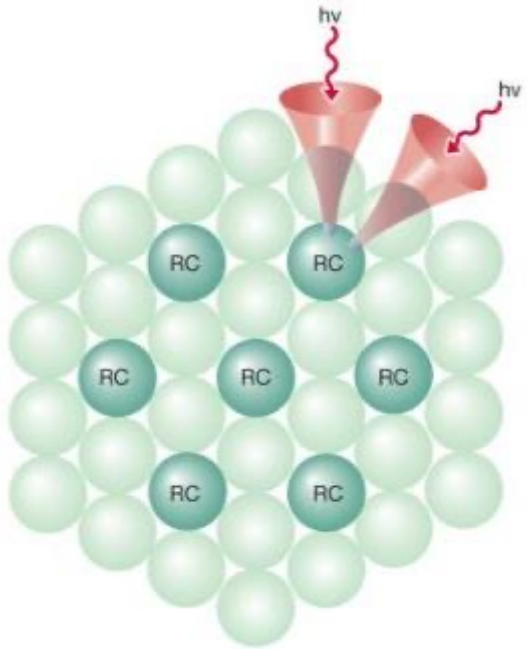


Bacteriochlorophyll *a*

Bacteriochlorophyll *a*







Pigmente und andere Komponenten des lichtsammelnden Komplexes sind in speziellen photosynthetischen Membransystemen assoziiert

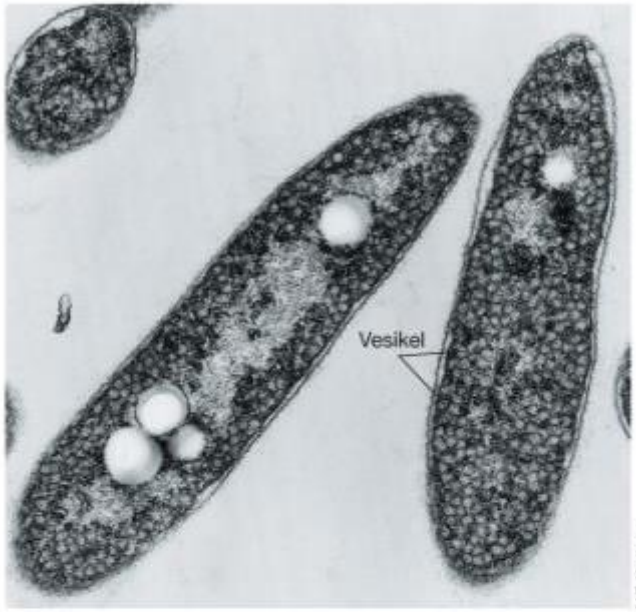
Bei **Pflanzen** findet Photosynthese in Organellen, den **Chloroplasten** statt

Die photosynthetischen Membransysteme werden **Thylakoide** genannt

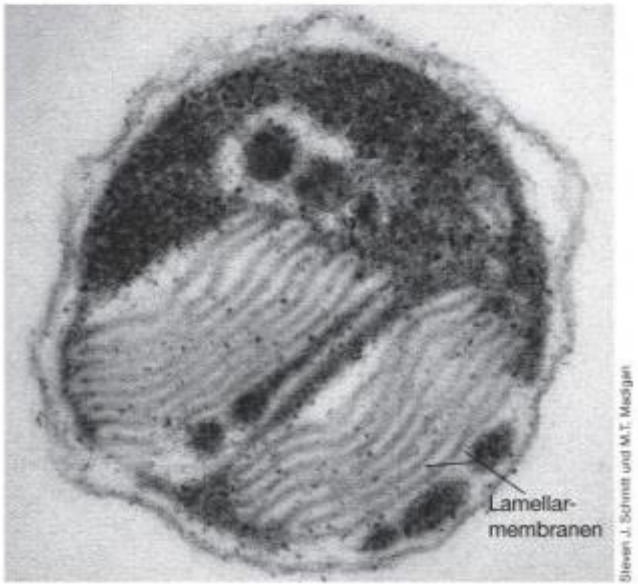
Bei **Bakterien** gibt es **keine Chloroplasten**!
photosynthetische Pigmente sind in interne Membransysteme integriert

Aufbau von bakteriellen photosynthetischen Membransystemen

1. Einstülpung der Cytoplasmamembran bei Purpurbakterien
2. Cytoplasmamembran bei Heliobakterien
3. Cytoplasmamembran und spezialisierte, nicht von einer Elementarmembran umschlossene Strukturen (Chlorosomen) bei Grünen Bakterien
4. Thylakoidmembranen bei Cyanobakterien



(a)



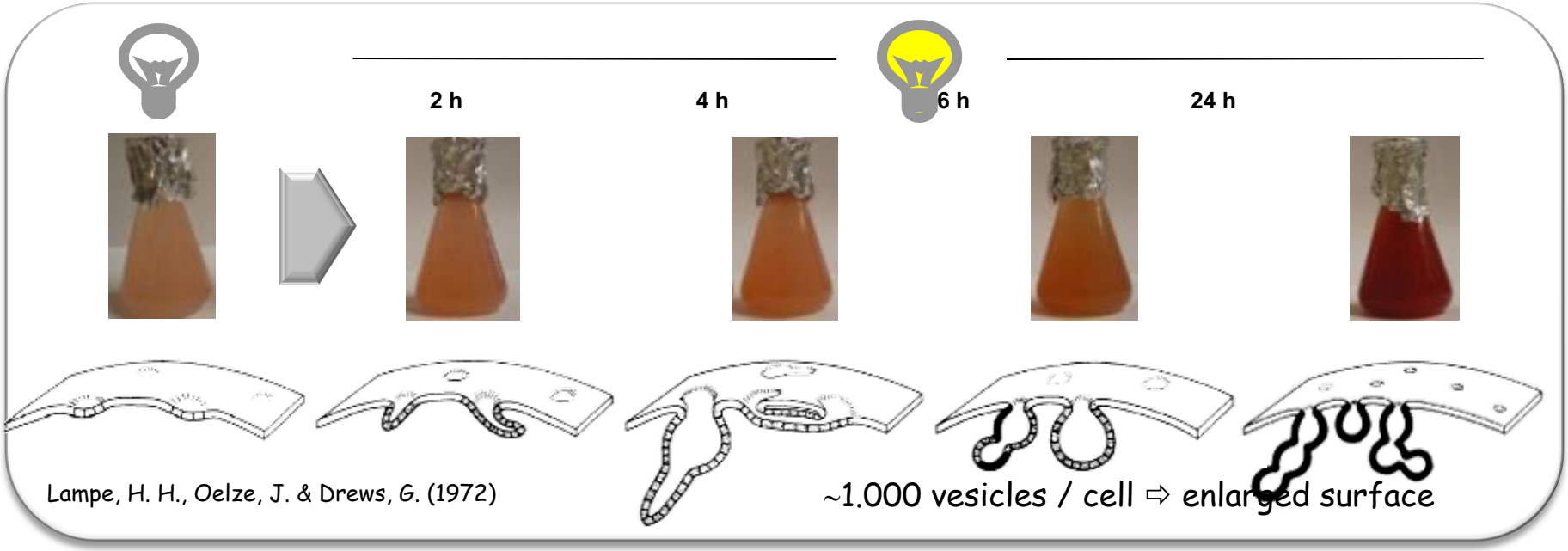
(b)

Membranen in anoxygenen phototrophen Mikroorganismen

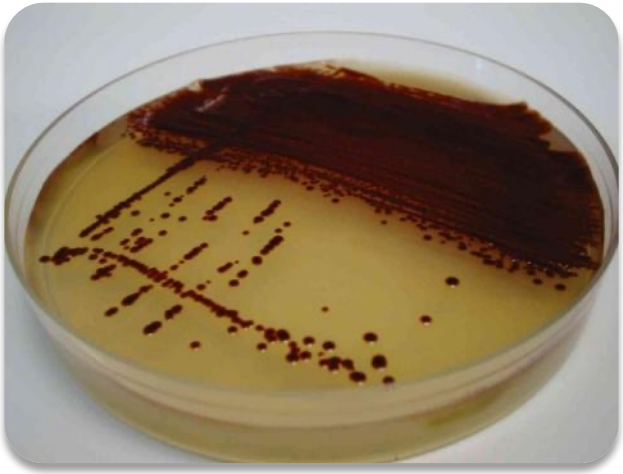
Rhodobacter capsulatus

Rhodobacter capsulatus

bildet ein System aus Membranen zur Photosynthese



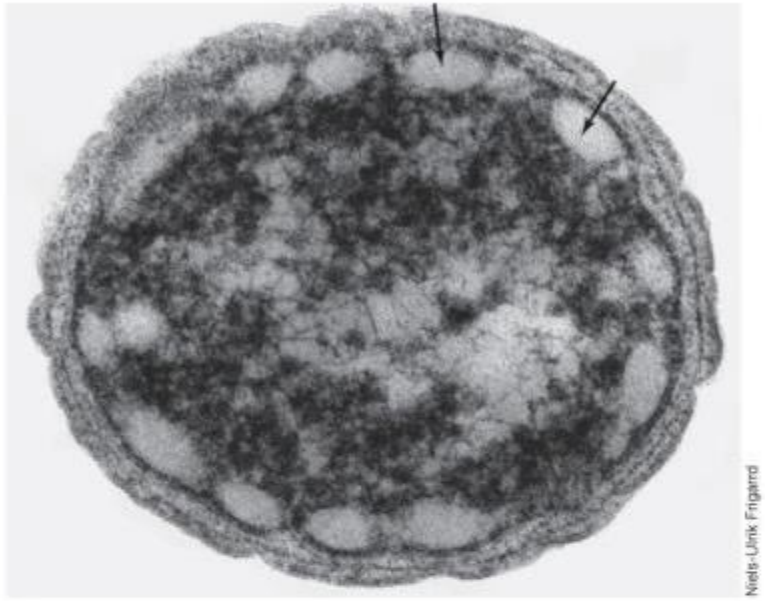
Rhodobacter capsulatus



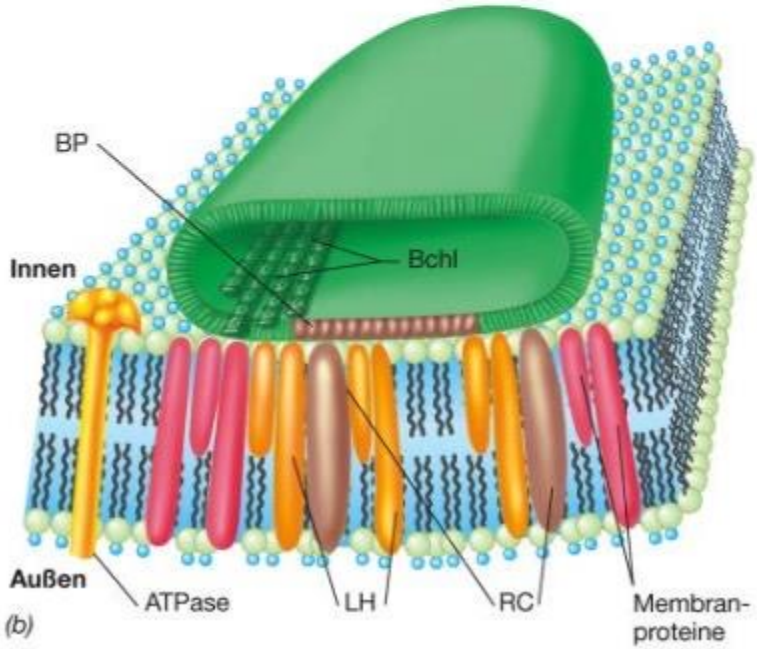
phototrophes
Nicht-Schwefel-
α-Proteobacterium
(*Rhodospirillaceae*)

Frischwasser-Habitate

- Tümpel
- Regenrinnen
- Pfützen…



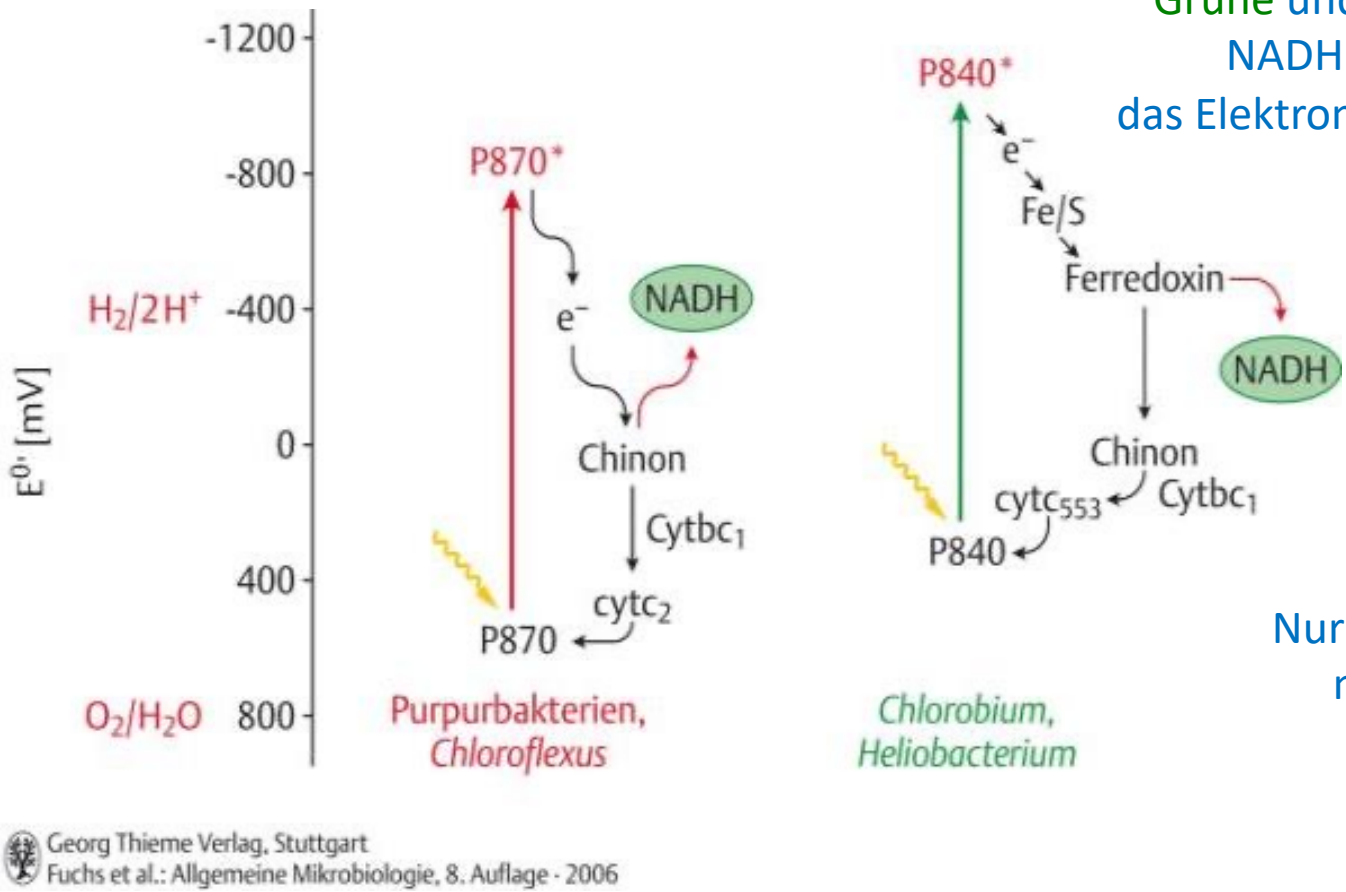
(a)



(b)

Das **Chlorosom** der
- Grünen Schwefel- und der
- Grünen Nichtschwefelbakterien

- gigantische Antennensysteme
- Absorption von extrem geringen Lichtintensitäten
- Grüne Bakterien wachsen von allen Phototrophen bei den geringsten Lichtintensitäten

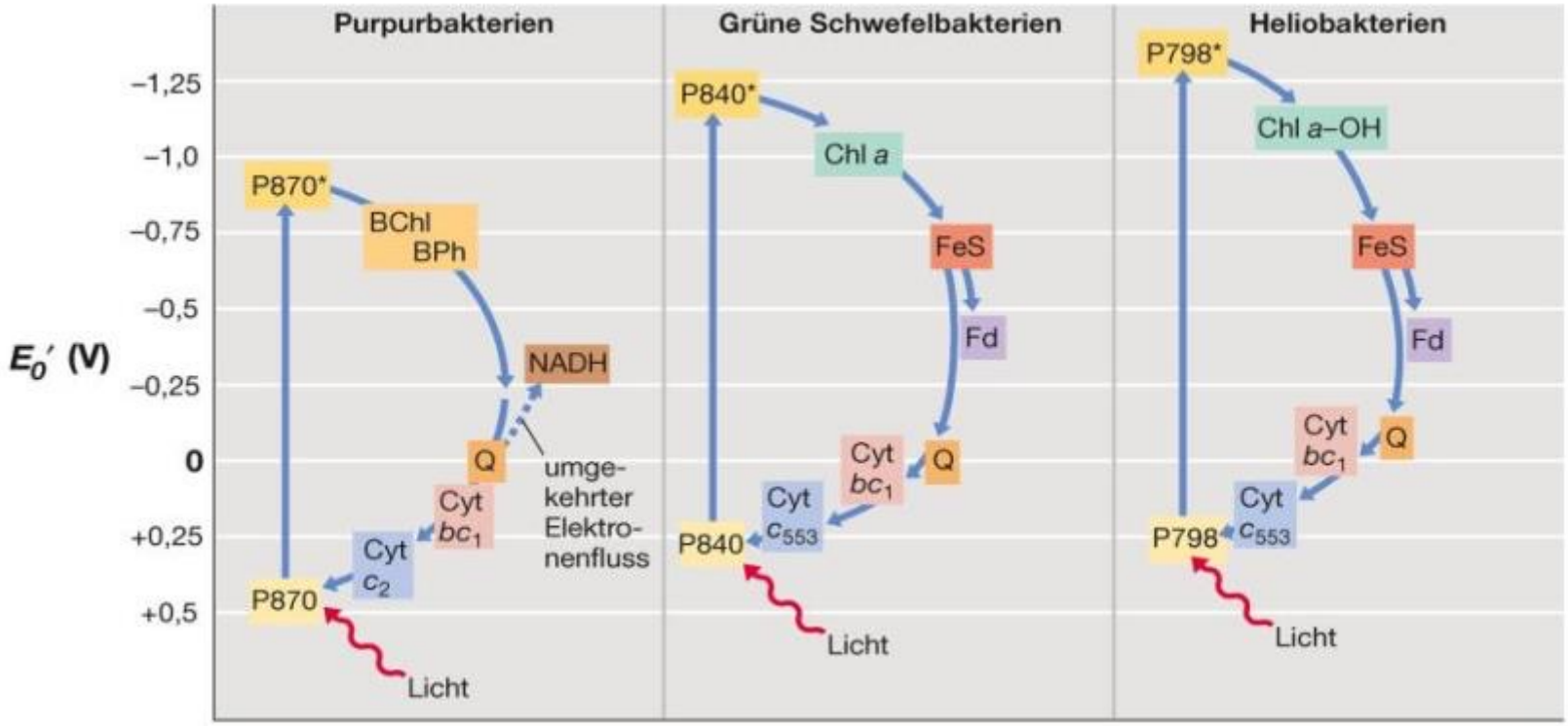


Grüne und Heliobakterien können NADH über FD generieren, das Elektronenpotential ist dafür groß genug!

Nur die Purpurbakterien müssen rückwärts transportieren

Georg Thieme Verlag, Stuttgart
Fuchs et al.: Allgemeine Mikrobiologie, 8. Auflage · 2006

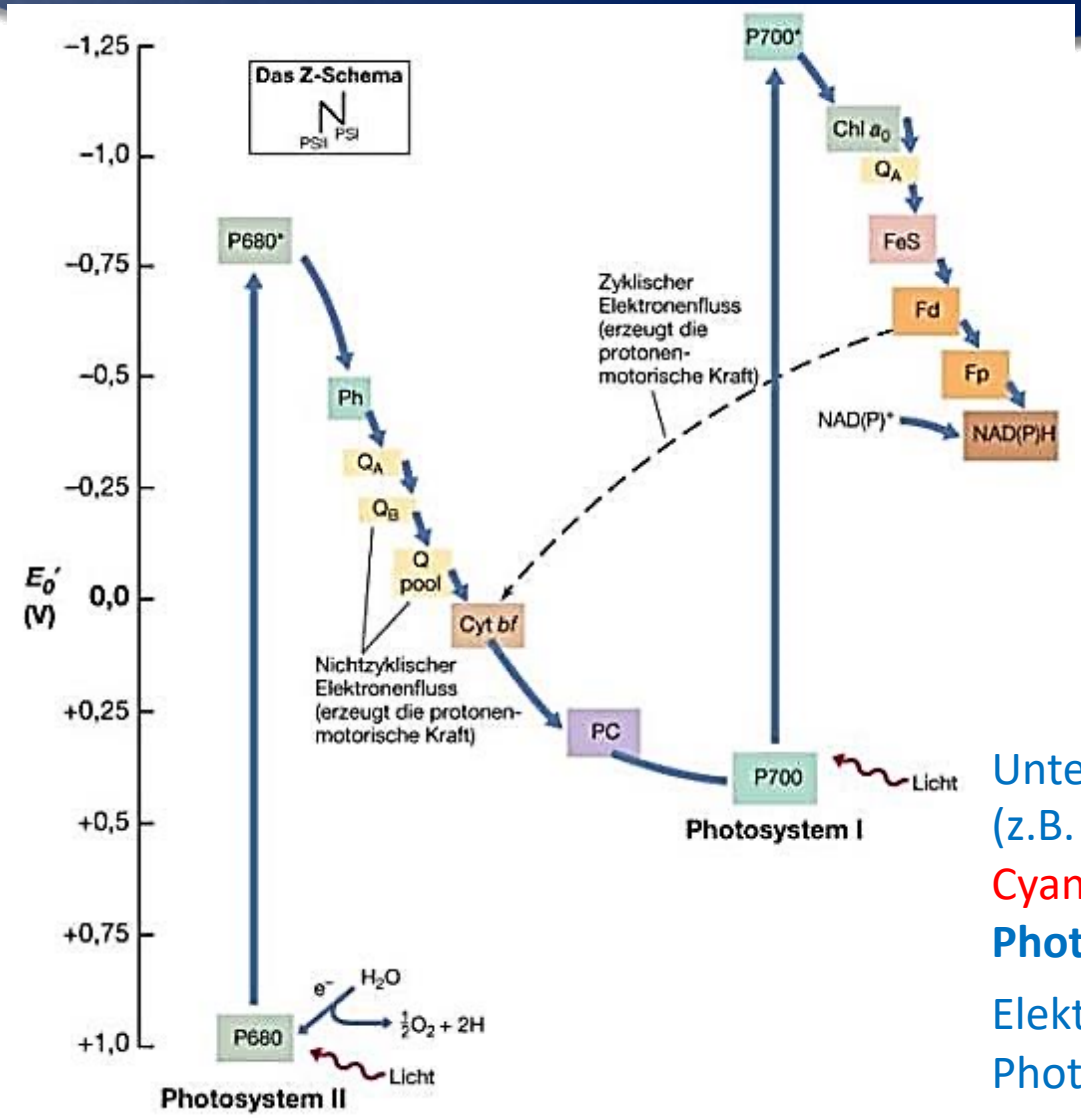
Vergleich des **Elektronenflusses** bei **Purpurbakterien**, **Grünen Schwefelbakterien** und **Heliobakterien**



- Angeregter Zustand hat bei Heliobakterien und Grünen Bakterien ein negativeres E_0' als bei Purpurbakterien

- Grüne Bakterien und Heliobakterien können im Zuge der Photosynthese neben ATP auch NADH bilden, da das erste stabile Akzeptormolekül (FeS-Protein) im Vergleich zu Purpurbakterien (Chinon) ein deutlich elektronegativeres E_0' besitzt

- Heliobakterien + Grüne Bakterien → ATP + Reduktionskraft direkte Produkte der Lichtreaktion
- Purpurbakterien → nur ATP direktes Produkt der Lichtreaktion



Übertragung eines Elektrons vom Akzeptor des PS II zum P700 erzeugt protonmotorische Kraft

ATP-Bildung normalerweise durch **nicht-zyklische Photophosphorylierung**; e- wandern nicht zurück zum P680

Unter bestimmten Bedingungen (z.B. NADPH vorhanden) führen einige Cyanobakterien eine **zyklische Photophosphorylierung** nur mit PS I durch

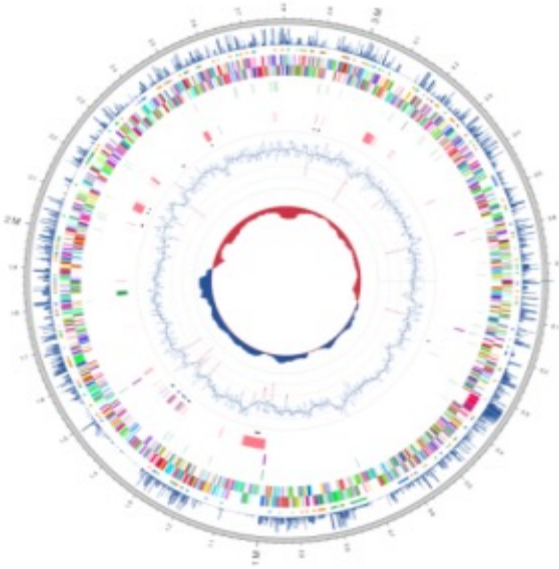
Elektronendonor ist wie bei der anoxygenen Photosynthese häufig H_2S

The genome of *R. capsulatus*

Genome statistics (2009)

Rhodobacter capsulatus genome

Genome size:	**3,871 kb 1 circular chromosome** **1 plasmid [134 kb]**
ORFs:	**3,713**
ORFs without assigned function:	**1,198 (32%)**
ORFs without function and similarity:	**620 (17%)**
G+C content:	**67%**

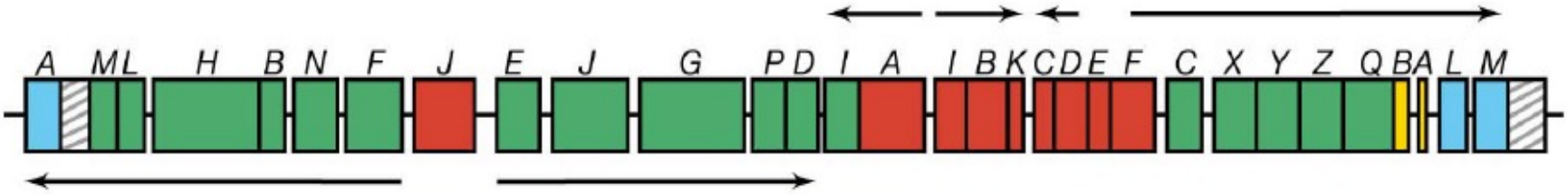


Robert Haselkorn, Michael Fonstein (2001)
Strnad H,, Haselkorn R. (2010)
Cancer Center DNA Sequencing Facility, University of Chicago

Integrated genomics (2009);
ERGO Light (ergo-light.com/ERGO)

Organisation der Gene für die Photosynthese

- Photosynthese-Gene sind bei Purpurbakterien in Superoperons angeordnet
- die Genexpression wird nur unter anaeroben Bedingungen angeschaltet,
  O_2 unterdrückt die Genexpression



Map of the photosynthetic gene cluster of the purple phototrophic bacterium, *Rhodobacter capsulatus*.

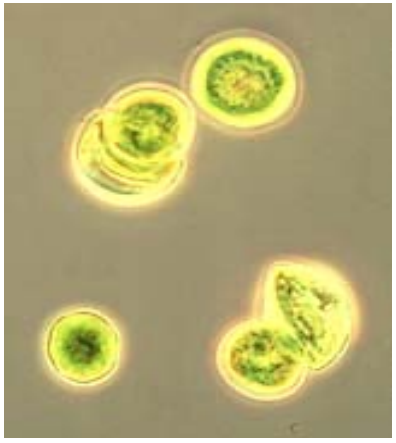
Genes are arranged in superoperons where transcripts of pigment biosynthesis operons extend through to include transcription of polypeptides of the photosynthetic complexes. The bch genes, which encode bacteriochlorophyll synthesis proteins, are shown in green, while crt genes, which encode proteins that synthesize carotenoids, are shown in red. Genes encoding reaction center polypeptides (puh and puf genes) are shown in blue, and genes encoding light-harvesting I polypeptides (B870 complex) (puf genes) are shown in yellow. Genes shown by diagonal lines are of unknown function. Not all genes have been given letter designations. Arrows indicate direction of transcription.

Cyanobakterien PS Typ I und Typ II

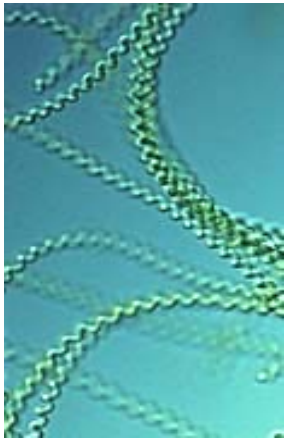
(z.B. *Anabaena*, *Fisherella*, *Spirulina*, *Prochloron*)

Anabaena ambigua

Fischerella



Prochloron



Spirulina

- **Chlorophyll a (b)**
- **PS I und II**
- **Phycobilisomen und Antennenpigmente**
- **Elektronendonatoren: H_20**
- **prinzipiell autotroph; aber viele Arten auch fakultativ chemotroph**
- **oft Carboxysomen**
- **Prochloron sehr ähnlich zu Chloroplasten; höchste Ähnlichkeit in Cyanophora paradoxa (Süsswasseralge)**

Nichtschwefel-Purpurbakterien (z.B. *Rhodobacter, Rhodospirillum*)

- **Bakteriochlorophylle *a* und *b* (805-890 nm), Carotinoide**
- **Elektronendonatoren: H_2, organische Verbindungen**
- **photoorganotroph; CO_2-Fixierung durch Calvin-Zyklus**
- **Wachstum im Dunkeln durch Gärung**
- **Oft mixotrophes Wachstum; metabolisch sehr vielfältig**
- **Alpha- und beta-Proteobakterien**

Schwefel-Purpurbakterien (z.B. *Thiocapsa, Chromatium*)

- **Bacteriochlorophylle *a* und *b* (1020-1040 nm), Carotinoide**
- **Elektronendonatoren: H_2S, H_2, organische Verbindungen**
- **photoautotroph; CO_2-Fixierung durch Calvin-Zyklus**
- **obligat phototroph!**
- **Gamma-Proteobakterien**
- **H_2S wird zu SO oxidiert und in der Zelle gelagert!**

Grüne Bakterien

Grüne Schwefelbakterien (z.B. *Chlorobium, Chloronema*) PS Typ I

- **Bacteriochlorophylle *a, c, d* und *e* (716-760 nm), Chlorophyll *a*-Formen, Carotinoide**
- **Chlorosom**
- **Elektronendonatoren: H_2, H_2S**
- **photoautotroph; CO_2-Fixierung durch reduktiven TCC**

Grüne Nichtschwefelbakterien (z.B. *Chloroflexus, Heliothrix*) PS Typ II

- **Bacteriochlorophylle *a* und *c* (715-760 nm), Carotinoide**
- **Chlorosom**
- **Elektronendonatoren: H_2, organische Verbindungen**
- **Photoorganotroph; oft organische Verbindungen als C-Quelle; können aber auch CO_2-Fixierung durch Hydroxypropionat-Weg**
- **fakulativ phototroph**

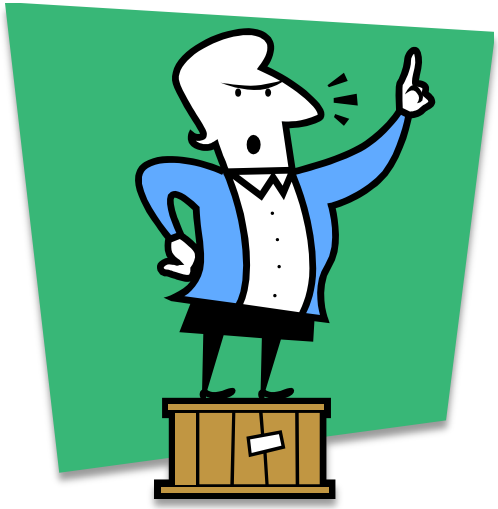
Heliobakterien PS Typ I

Heliobakterien (z.B. *Heliobacillus*, *Heliobacterium*)

- **Bakteriochlorophyll g (788 nm), Hydrochlorophyll a**
- **Elektronendonatoren: organische Verbindungen**
- **obligat photoheterotroph; Gärungen im Dunkeln**
- **Gram-negativ; aber Gram-positive Zellwand!**
- **CO_2-Fixierungsmechanismus nicht bekannt?**

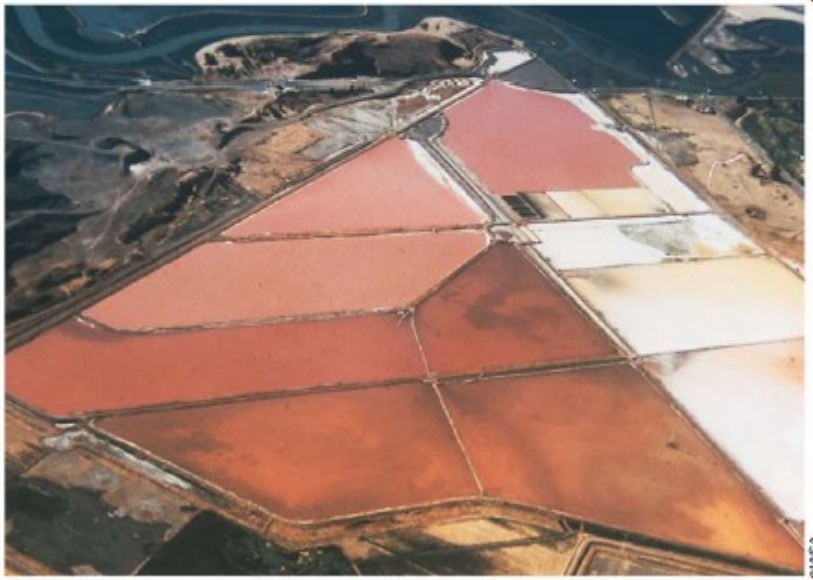
Archaeelle Photosynthese?

CO_2-Fixierung



Lichtvermittelte ATP-Synthese ohne Chlorophyll-Pigmente

- Einige Arten extrem halophiler Archaea (z.B. *Halobacterium*) können lichtvermittelte ATP-Synthese ohne Chlorophyll-Pigmente betreiben

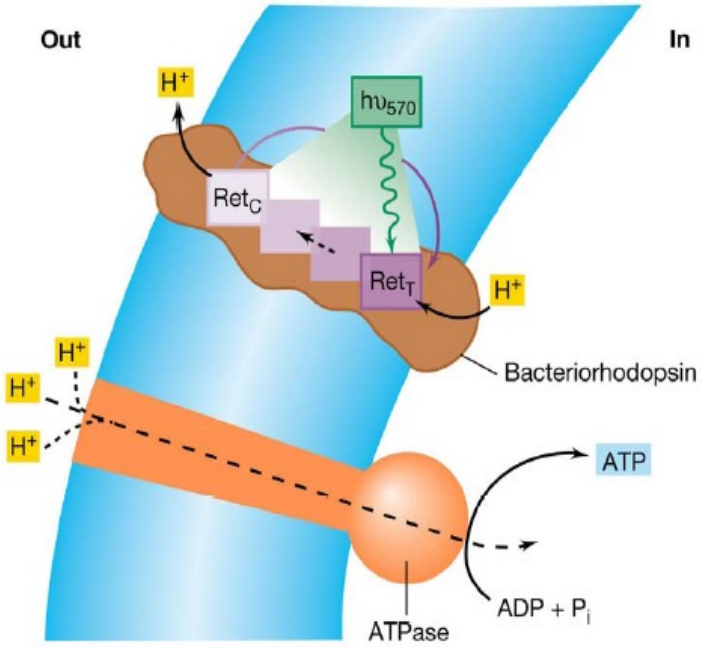


(b)

Salinen ein Habitat für *Halobacterium*. Rote Farbe stammt vorwiegend von Bacterioruberinen und Bacteriorhodopsin

- Bildung einer protonmotorischen Kraft durch Bacteriorhodopsin
  - Bacteriorhodopsin ähnelt dem Sehpigment des Auges dem Rhodopsin
  - Mit Bacteriorhodopsin ist ein Retinal-Molekül konjugiert, welches Licht (bei ca. 570 nm) absorbieren kann

Modell der lichtvermittelten Bacteriorhodopsin-Protonenpumpe



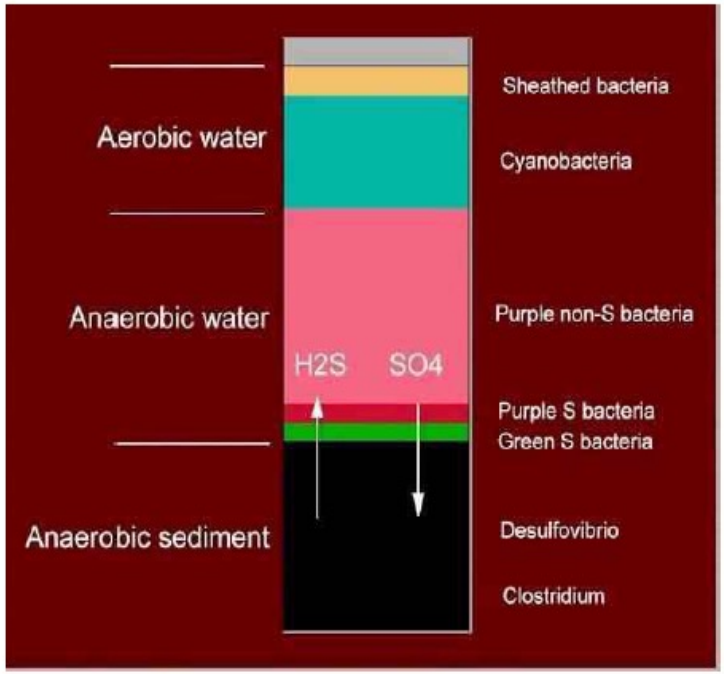
- Licht bei 570 nm überführt das protonierte Retinal von der *trans* Form (Ret_T) in die *cis* Form (Ret_0). Dies wird von einer Protonentranslokation nach außen begleitet und führt zum Aufbau einer protonmotorischen Kraft und ATP-Synthese (ATPase)

- Biologische Funktionen von Bacteriorhodopsin:

1. Ermöglicht ein langsames anaerobes Wachstum durch lichtvermittelte ATP-Synthese unter Nährstoffbedingungen, bei denen keine andere Energieerzeugung möglich ist
2. Bei einigen Arten Funktion eines lichtgetriebenen Na^+/H^+-Antiporters

- **Winogradsky-Säulen:**
  - entwickelt von S. Winogradsky um 1880
  - basieren auf Nachahmung der Standortbedindungen

Schematische Verteilung in einer Winogradsky-Säule



Anreicherung von **phototrophen** Bakterien

Calvin-Zyklus

(A) Carboxylierung

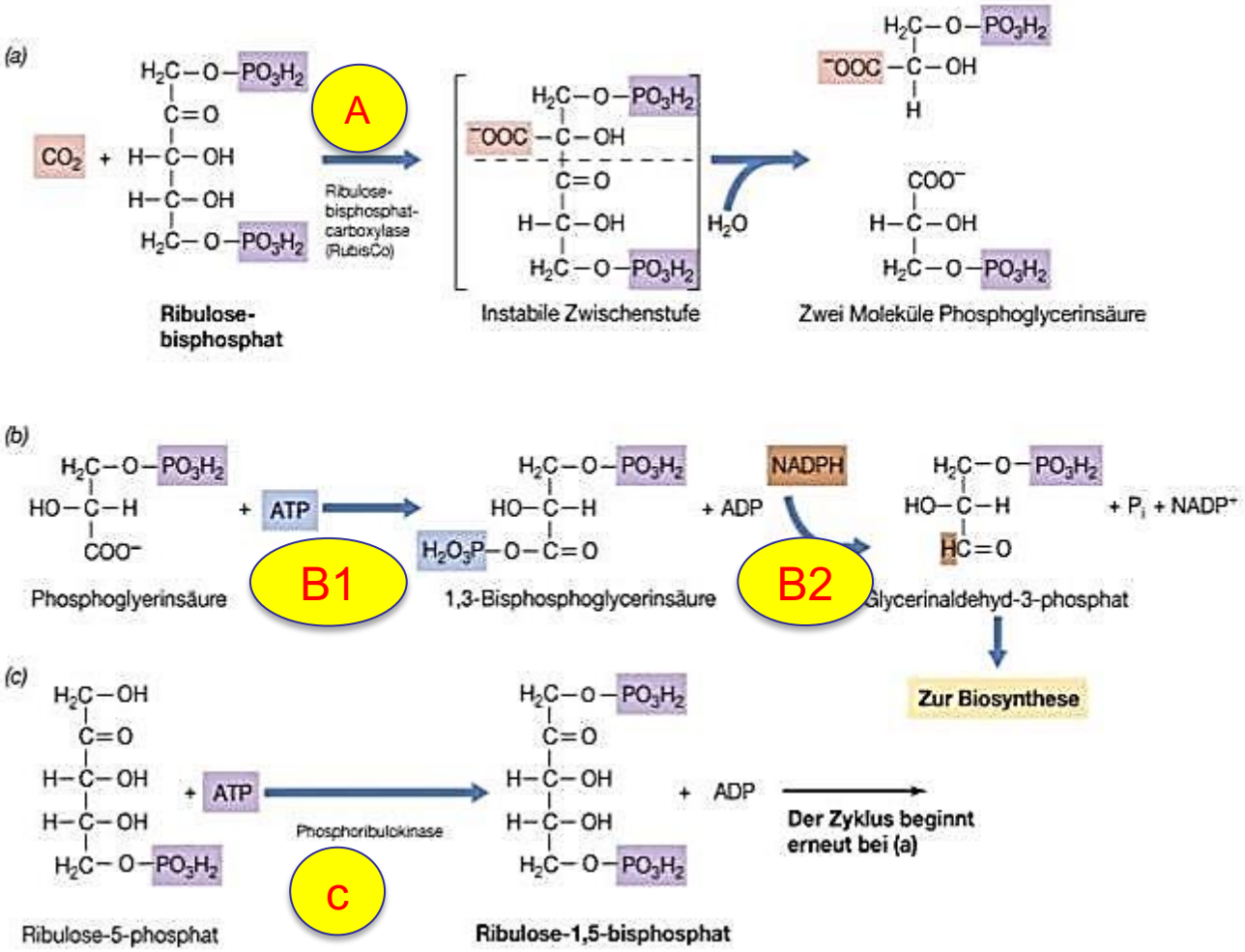
Ribulose-1,5-bisphosphat Carboxylase

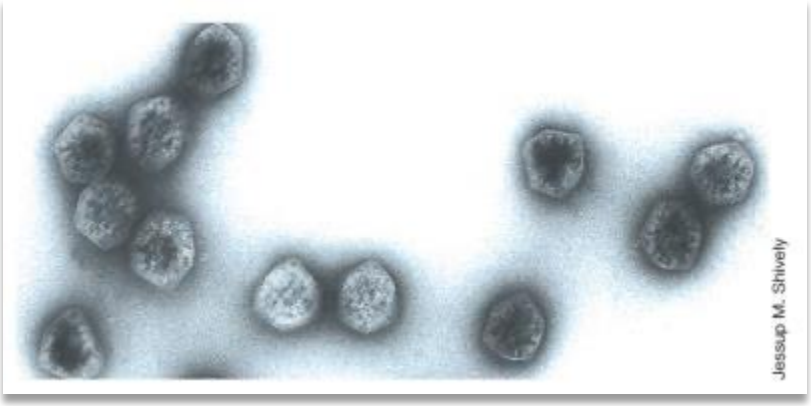
(B) Reduktion

1. **2-Phosphoglycerat Kinase**
2. **Glycerinaldehyd-3-phosphat Dehydrogenase**

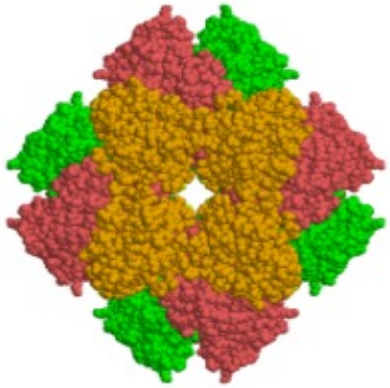
C) Umwandlung von

Ribulose-5-phosphat durch **Phosphoribulokinase**

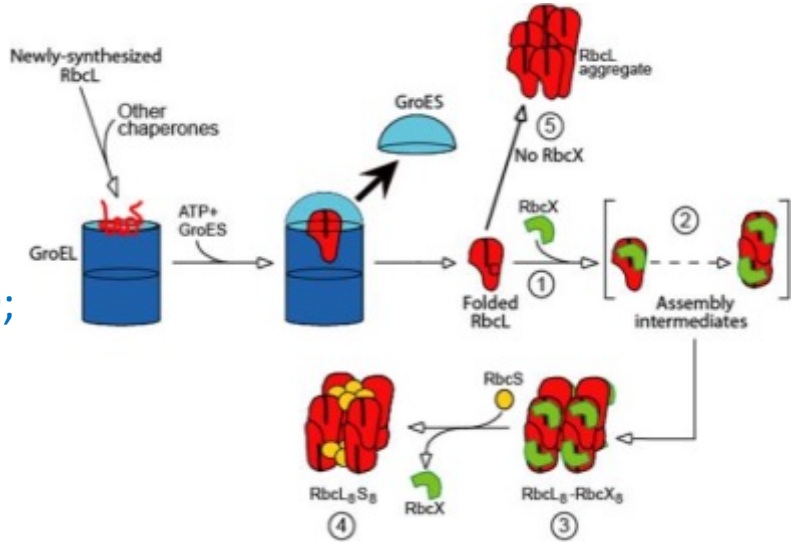


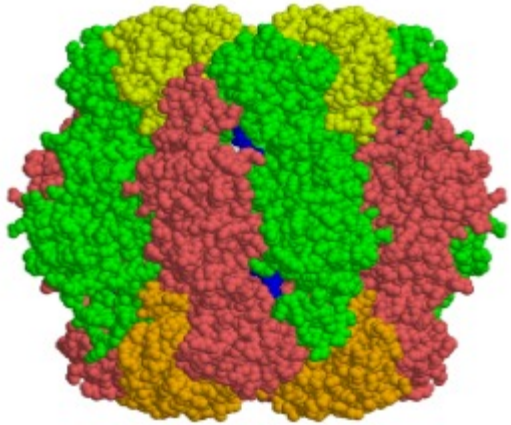


Carboxysome
Ca. 100 nm im Durchmesser und vermutlich Speicher für inaktive Rubisco;
aber in grossen Mengen



Ribulosebisphosphat-Carboxylase
Carboxy-Ligase E.C. 4.1.1.39;
Enzym besteht aus 8 UE, Hexadecamer





Autotrophe CO2-Fixierung

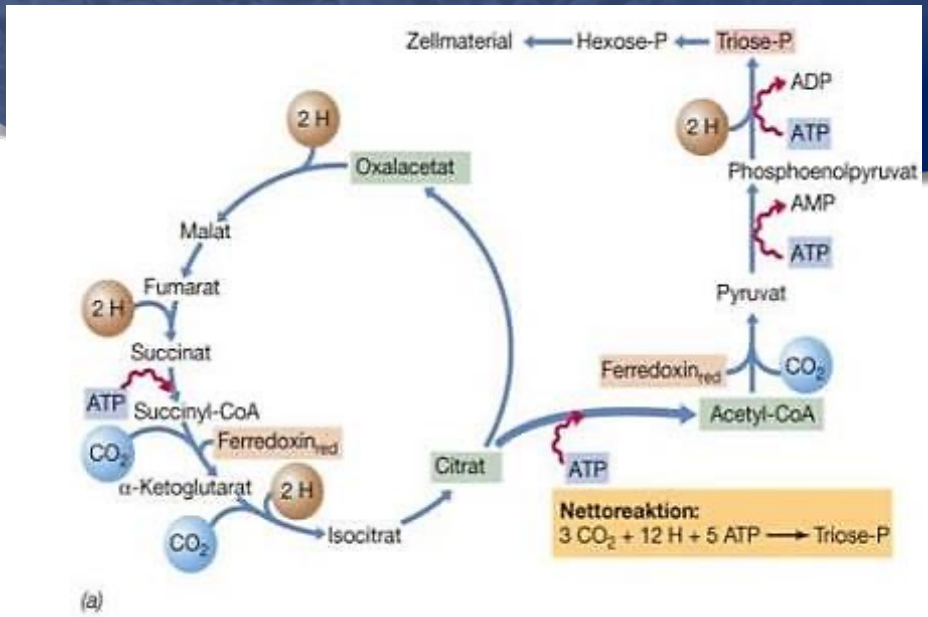
Calvin-Benson-Bassham-Zyklus (Calvin-Zyklus)
[die meisten autotrophen Bakterien]

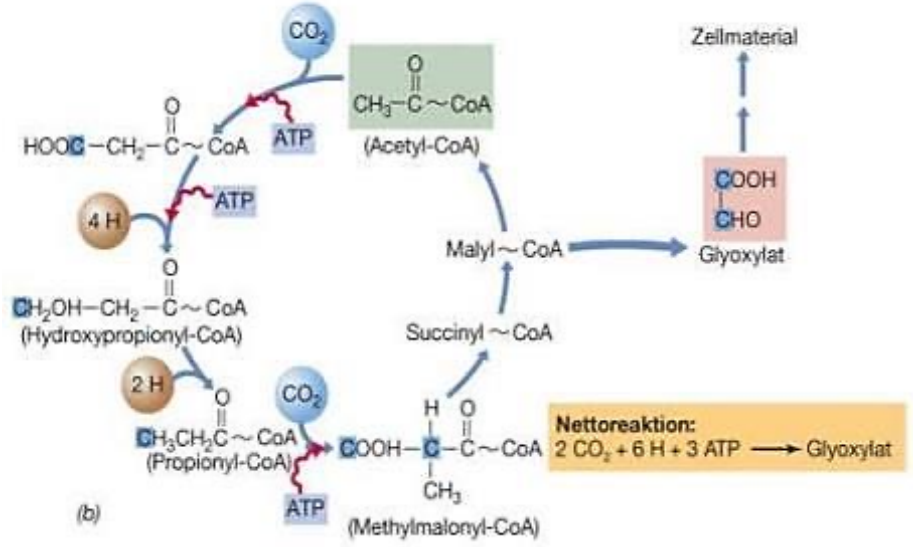
Reduktiver TCC
[grüne Schwefelbakterien wie *Chlorobium*, *Desulfobacter* (Sulfatreduzierer), *Hydrogenobacter* (thermophiles mikroaerophiles Bakterium), *Thermoproteus* (anaerobes Archaeon)]

Reduktiver Acetyl-CoA-Weg
[manche Sulfatreduzierer z.B. *Desulfobacterium*, *Archaeoglobus*, Acetogene Bakterien, Methanogene]

3-Hydroxypropionat-Weg
[*Chloroflexus aurantiacus* (schwefelfreies grünes Bakterium)]

Grüne Bakterien





(a) Der umgekehrte (reverse) **Zitronensäurezyklus** ist der Mechanismus der Kohlendioxidfixierung bei dem **Grünen Schwefelbakterium** *Chlorobium*

(b) Der **Hydroxypropionatweg** ist ist der Mechanismus der Kohlendioxidfixierung bei den **Grünen Nicht-**Schwefelbakterien der Gattung *Chloroflexus*